

Aus dem Physiologischen Institut der
Freien Universität Berlin
Direktor: Professor Dr. med. Otto H. Gauer

Reaktion primärer und sekundärer
Muskelspindelafferenzen bei
sinusförmiger Dehnung

Inaugural-Dissertation
zur
Erlangung der medizinischen Doktorwürde
an der
Medizinischen Fakultät der
Freien Universität Berlin

vorgelegt von
Barbara Thiele
aus Stargard

1968



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41548620_0032

Aus dem Physiologischen Institut der
Freien Universität Berlin
Direktor: Professor Dr. med. Otto H. Gauer

Reaktion primärer und sekundärer
Muskelspindelafferenzen bei
sinusförmiger Dehnung

Inaugural-Dissertation
zur
Erlangung der medizinischen Doktorwürde
an der
Medizinischen Fakultät der
Freien Universität Berlin

vorgelegt von
Barbara Thiele
aus Stargard

Dekan: Professor Dr.med, Hans Heinz N a u m a n n

Referent: Priv. Dozent Dr.med. Otto-Joachim G r ü s s e r

Korreferent: Professor Dr.med. Otto H. G a u e r



Gedruckt mit Genehmigung der Medizinischen Fakultät
der Freien Universität Berlin.

Promoviert am: 27. November 1968

Inhaltsverzeichnis

	Seite
Einleitung	3
Morphologie und Funktion der Muskelspindel bei Säugetieren	4
Übersicht über die bisherige Forschung auf diesem Gebiet	5
Versuchsanordnung	10
Präparation	11
Registrierung	12
Reiz	13
Material	16
Ergebnisse	18
A. Niedrige Reizfrequenzen	18
B. Hohe Reizfrequenzen	36
Diskussion	39
Zusammenfassung	42
Literaturverzeichnis	44

Einleitung

Muskelspindeln sind Meßfühler im untersten Regelkreis der Motorik: Sie sind die Rezeptoren für die Auslösung von monosynaptischen Eigenreflexen und damit biologisch außerordentlich wichtig für die Kontrolle von Muskeltonus und dynamischen Bewegungsabläufen.

Als erster Schritt zu einer systematischen Analyse dieses Regelkreises untersucht die vorliegende Arbeit die frequenzübertragenden Eigenschaften des Meßfühlers in funktionell isoliertem Zustand, d.h. bei durchtrenntem Rückenmark und durchschnittenen Vorderwurzeln. Eigangsreiz war eine sinusförmige Dehnung und Entdehnung eines quergestreiften Muskels, die von den sensorischen Muskelspindelendigungen mit afferenten Impulssalven beantwortet wurde. Diese Impulsmuster wurden einer Analyse des Übertragungsverhaltens im System Muskel - Muskelspindel - Generatorpotential - fortgeleitete Impulse zugrunde gelegt. Hierbei interessierte besonders, inwieweit ein lineares Übertragungsverhalten vorliegt und seine Darstellung durch Differentialgleichungen möglich und gerechtfertigt ist.

Morphologie und Funktion der Muskelspindeln bei Säugetieren

Morphologisch lassen sich in einer Muskelspindel zwei Arten von intrafusalen Fasern unterscheiden, nuclear-bag- und nuclear-chain-Fasern. Von ihnen nehmen zwei Klassen von afferenten sensorischen Endigungen ihren Ausgang: die primären von den anulospiralen Endigungen auf der Äquatorialregion der intrafusalen Faser, die sekundären von den blütendoldenförmigen Endigungen seitlich der Äquatorialregion. Primäre und sekundäre Afferenzen haben unterschiedliche Faserdurchmesser und sind damit im Experiment durch ihre verschiedene Leitungsgeschwindigkeit zu erkennen. Axone, die schneller als 70 m/sec. leiten, werden als primäre Afferenzen angesehen, solche, die langsamer leiten, als sekundäre Afferenzen.

Der adäquate Reiz für die Reaktion von Muskelspindelafferenzen ist eine Dehnung der Spindel. Hierbei ist nach weitgehender Übereinstimmung in der Literatur für die sekundären Afferenzen nur die tonische Dehnung bestimmend, primäre Afferenzen zeigen darüber hinaus eine auffällige Reaktion während der dynamischen Phase der Dehnung. So muß für die Entladungsfrequenz primärer Afferenzen eine Abhängigkeit von der Dehnungsgeschwindigkeit dl/dt angenommen werden. (Übersicht bei MATTHEWS 1964). HENATSCH und SCHÄFER haben kürzlich gezeigt, daß für primäre Afferenzen auch der zweite Differentialquotient der Muskellänge eine Rolle spielt.

Die motorische Innervation der Spindeln, die den Meßbereich des Rezeptors beeinflussen kann, besteht offensichtlich aus zwei morphologisch und funktionell unterscheidbaren Fasersystemen (MATTHEWS und Mitarbeiter). Die statischen γ_1 -Fasern erhöhen für primäre und sekundäre Afferenzen die statische Antwort, die dynamischen γ_2 -Fasern greifen nur in die dynamischen Eigenschaften des primären Systems ein (HARVEY und MATTHEWS 1961, MATTHEWS 1962, CROWE und MATTHEWS 1964).

Übersicht über die bisherigen Forschung auf diesem Gebiet

Die Ersten, die das Verhalten von Muskelspindeln bei sinusförmiger Dehnung beobachteten, waren LIPPOLD, REDFEARN und VUCO (1958). Sie gingen von der Frage aus, ob der physiologische Tremor von 9 - 10 Hz ein Korrelat in der Resonanzentwicklung des peripheren Regelkreises der Motorik hat. Einen sinusförmigen Eingang wählten sie aus zwei Gründen:

1. Wegen der guten Definierbarkeit der Parameter, 2. weil der natürliche Tremor durch angenähert sinusförmige Muskelbewegungen hervorgerufen wird. Die Versuchstiere (Katzen) waren decerebriert oder mit Nembutal narkotisiert, ein Muskel der hinteren Extremität - meist der tibialis anterior - wurde durch einen mechanisch getriebenen Schieber sinusförmig gedehnt. Die Längenänderung registrierte ein Potentiometer, die Spannung wurde von einem Umformer aufgenommen. Bei Reizfrequenzen zwischen 0 und 25 Hz wurden Einzelfaserableitungen am peripheren Nerv oder an den Hinterwurzeln vorgenommen und gleichzeitig das EMG registriert. Die Einzelfasern gehörten sämtlich zur Klasse der primären Afferenzen. Da der Reflexbogen meist intakt blieb, erfolgte in jedem Reizzyklus eine Kontraktion. Bei der Auswertung wurde die Phasenverschiebung zwischen dem Maximum des Reizes und der Mitte der Entladungssalve gemessen. Es fand sich ein amplituden- und frequenzabhängiger Phasenverlauf von ca. 90° . Es wurden auch Extremwerte bis zu 120° Vorlauf beobachtet. Das Maximum der motorischen Reflexantwort und damit der Resonanzpunkt des Systems fand sich bei 15 Hz.

Bereits 1956 hatten GRANIT und HENATSCH untersucht, welchen Einfluß γ -Efferenzen auf die vibratorische Grenzfrequenz von primären Afferenzen haben. Bei der gleichen Präparations- und Ableitemethodik, die für die vorliegende Arbeit angewandt und in Kapitel 4 und 5 beschrieben wird, wurden Spindeln aus dem Gastrocnemius - Soleus einzeln mit einem Vibrator gereizt. Manchmal wurde der Vibrator auch auf die Achillessehne aufgesetzt. Es fanden sich große individuelle Unterschiede in der Grenzfrequenz für einzelne Spindeln, die Werte schwankten von 100 bis 400 Hz. Bei 400 Hz betrug die Reizamplitude nur

noch ein Zwanzigstel ihres Ausgangswertes. Nach Reizung des γ -Systems im Tegmentum des Hirnstamms stieg die vibratorische Grenzfrequenz zum Teil auf das Doppelte. Im Hinblick auf unsere Untersuchungen ist hervorzuheben, daß auch deeffe-rentierte Spindeln bis zu 400 Hz folgen konnten und daß die Zahl der Impulse pro Reizphase amplitudenabhängig war. ROBERTS (1963) ging der Frage nach, wie sich Längen- und Spannungsänderungen zueinander verhalten, wenn der m. soleus der decerebrierten Katze sinusförmig gedehnt wurde. Längenänderungen wurden von einem mechanischen Oszillator über ein System von Hebeln auf die Sehne übertragen, Spannungsänderungen über eine in das System eingeschaltete Spiralfeder. Der Reflexbogen war intakt, und es wurde zum Teil durch Kopfbewegungen des Versuchstieres auf die γ -Innervation Einfluß genommen. Es zeigte sich, daß Längen- und Spannungsänderungen nicht in Phase waren, sondern daß die Spannungsänderung einen Vorlauf hatte. Dieser Vorlauf war angeblich frequenzunabhängig. Hysteresis-Kurven, die bei Darstellung in x-y-Schaltung entstanden, zeigten eine nicht elliptische Form, was auf Nichtlinearität bei der Umsetzung von Längen- in Spannungsänderung hindeutete.

BESSOU und LAPORTE (1962) gelang es, von einer Spindel im Tenuissimus der Katze simultan eine primäre und sekundäre Affferenz abzuleiten. Die Registrierungen erfolgten an den Hinterwurzeln, die Vorderwurzeln waren durchschnitten. Das Verhalten dieser Spindel wurde mit oder ohne fusimotorische Reizung unter statischen und dynamischen Bedingungen und bei sinusförmiger Dehnung untersucht. Es zeigte sich, daß die primäre Affferenz jedem Reizsinus auch bei sehr kleiner Amplitude mit mehreren Entladungen folgte, die sekundäre nur bei großer Amplitude mit gruppierten Entladungen reagierte und vorwiegend von der Muskellänge abhängig war.

BIANCONI und VAN DER MEULEN (1963) machten den Versuch, neben der Leitungsgeschwindigkeit auch die Empfindlichkeit auf Vibration zur Klassifizierung von primären und sekundären Entladungen heranzuziehen. Nach Bestimmung der Leitungsgeschwindigkeit der jeweils untersuchten Hinterwurzelafferenz setzten

sie einen Vibrator auf die Sehne des Gastrocnemius-Soleus oder direkt auf den Muskel in der Nähe der jeweiligen Spindel auf. Der Frequenzbereich des Vibrators lag zwischen 40 und 500 Hz. Es ergab sich, daß sämtliche Afferenzen mit Leitungsgeschwindigkeiten über 70 m/sec der Vibration folgten, Afferenzen mit Leitungsgeschwindigkeiten unter 70 m/sec zeigten ein unterschiedliches Verhalten. Wie erwartet, gab es hier Entladungen, die nicht jeden Reiz beantworteten, sondern die nur mit einer bestimmten Entladungsrate feuerten. Überraschenderweise gab es aber auch langsam leitende Fasern, die der Vibration bis maximal 275 Hz folgten. Darüber hinaus zeigte sich keine Korrelation zwischen Leitungsgeschwindigkeit und Grenzfrequenz.

CROWE und MATTHEWS (1964) untersuchten, welchen Einfluß die Reizung von γ -Efferenzen auf die Entladungsmuster von Muskelspindeln hat. Bei sinusförmiger Dehnung ohne efferente Reizung konnten sie während jeder Streckungsphase eine gruppierte Impulssalve ableiten. Bei der Stimulierung dynamischer Fasern blieb die Gruppierung der Entladungen erhalten, nur die Momentanfrequenz nahm zu. Die Stimulierung statischer Fasern führte zu einer kontinuierlichen Entladungsfolge. Der Phasenverlauf änderte sich bei γ -Reizung nicht.

Erste Ansätze zu systemanalytischen Untersuchungen machten STUART et al. (1965). Sie wählten eine sinusförmige Streckung, weil sie physiologischen Bewegungsabläufen ähnlicher ist als rampenförmige Dehnung. Reiz- und Ableitemethoden entsprachen denen der vorliegenden Arbeit und werden deshalb nicht näher geschildert. Es waren Reizfrequenzen von 0 bis 20 Hz möglich mit einer Amplitude bis zu 5 mm. Registriert wurden 1. Geschwindigkeit-Spannungskurven, 2. Geschwindigkeit-Momentanfrequenzkurven, 3. die Entladungen pro Sinusphase, 4. die Phasenbeziehungen zum ersten Impuls und zur Mitte der Reizantwort. Der Phasenwinkel wurde zur Spannungskurve, nicht zur Muskelänge gemessen. Ein Phasennachlauf wurde nicht gefunden. Mit steigender Reizfrequenz nahm die Zahl der Entladungen pro Sinusperiode ab, die Momentanfrequenz dagegen zu. In dieser Hinsicht gab es große Unterschiede zwischen primären und sekun-

dären Afferenzen. Die Intervalle waren bei primären Afferenzen viel kürzer, mit steigender Frequenz verkürzten sich aber die Intervalle für sekundäre Afferenzen relativ mehr, so daß bei 15 Hz etwa gleiche Werte der Momentanfrequenz für beide gefunden wurden.

Ausgehend von der Fragestellung, wie sich elastischer und visköser Widerstand in einem passiv gestreckten Muskel verhalten, dehnte RACK den Soleus der narkotisierten oder der decerebrierten Katze sinusförmig (RACK 1966) und JANSEN und RACK (1966). Der zugehörige periphere Nerv war durchschnitten, vom Nervenstumpf aus wurde der Muskel tetanisch gereizt. Die sinusförmige Dehnung wurde durch einen Exzenter hervorgerufen, der bei Frequenzen von 0,25 bis 12,5 Hz Reizamplituden zwischen 0,7 und 3,8 mm erlaubte. Es wurden Längen-Spannungs- und Geschwindigkeits-Spannungsfiguren nach Art von LISSAJOU-Figuren aufgenommen. Beim passiven, nicht tetanisierten Muskel hatte der Spannungsvorlauf ein Maximum bei 5 Hz, danach wurde er wieder kleiner (ablesbar an der Weite der Längen-Spannungsfiguren). Zusammen mit JANSEN leitete RACK außerdem auch noch das EMG ab. Den größten Phasenvorlauf hatte das EMG, genau wie die Spannung bei 5 Hz. Bei niedrigen Reizfrequenzen war das EMG kontinuierlich moduliert, bei höheren Frequenzen fand sich Aktivität nur während der Dehnung.

WEEVERS stellte 1966 systemanalytische Untersuchungen über das Übertragungsverhalten eines Mechanorezeptors an, nämlich eines Lepidopteren-Streckrezeptors. Systematisch wurde bei konstanter Frequenz die Amplitude variiert oder bei konstanter Amplitude die Frequenz der sinusförmigen Dehnung verändert. Die maximale Frequenz betrug allerdings nur 0,8 Hz. Sinusförmig modulierte Entladungsraten fanden sich nur bei niedrigen Frequenzen und kleinen Amplituden. Sonst zeigten sich deutliche Nichtlinearitäten bei der Übertragung. In der Diskussion forderte der Autor eine nichtlineare Systemanalyse für diesen Mechanorezeptor. Er diskutierte, ob bei sinusförmiger Reizung das Rezeptorpotential zwar sinusförmig ist, aber zum Teil unerschwellig bleibt. Die ersten systemanalytischen Untersuchungen an Muskelspindeln wurden von ANDERSON und LENNERSSTRAND

1967 durchgeführt und zwar an der äußeren Interkostalmuskulatur der Katze. Die Versuchstiere wurden hyperventiliert, um den periodischen Einfluß des Atemzentrums auszuschalten. Die Länge des zwischen zwei Rippen isolierten Muskelstückes wurde mit einem induktiven Aufnehmer registriert, die Spannung mit einer Meßbrücke. Frequenz und Amplitude der Reizung entsprachen den natürlichen Verhältnissen (sinusförmige Dehnung von $1/32$ bis 2 Hz). Die Aktionspotentiale von Muskelspindeln wurden an Hinterwurzeln abgeleitet und hinsichtlich ihrer Momentanfrequenz systemanalytisch untersucht. LISSAJOU-Figuren entstanden dadurch, daß die Momentanfrequenz auf die y-Achse und die Längenänderung auf die x-Achse eines Speicheroszillosgraphen gegeben wurde. Für primäre Afferenzen fanden sich asymmetrische Formen, die Entladungsfolgen von sekundären Afferenzen dagegen waren sinusförmig moduliert. Eine scharfe Grenze zwischen beiden Gruppen bestand jedoch nicht.

Versuchsanordnung

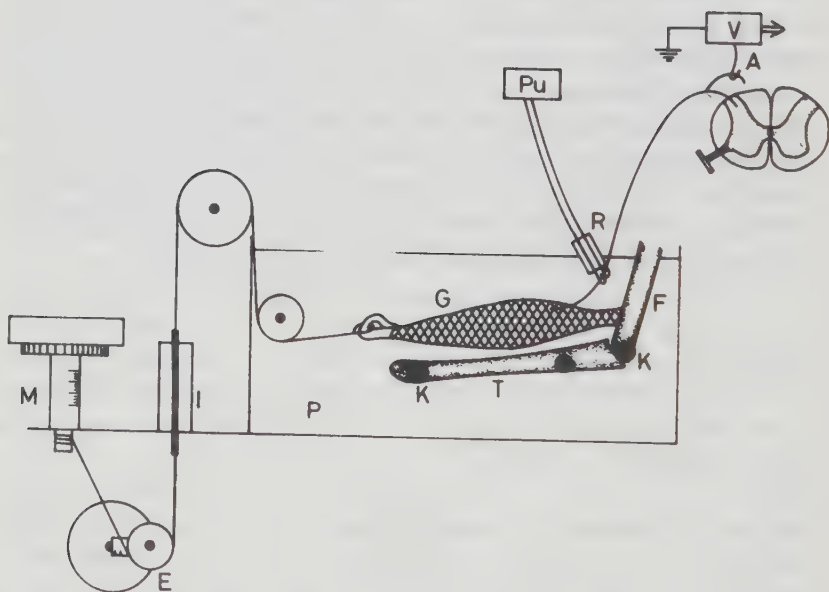


Abb. 1: Schematische Zeichnung der Versuchsanordnung

Das Hinterbein der Katze mit dem m. gastrocnemius (G) befand sich in einem Pool aus Parafinöl von 36-38 °C. Femur (F) und Tibia (T) waren mit Stahlklammern fixiert, die Achillessehne durchtrennt, mit einem Draht vernäht und dadurch mit einem rotierenden Exzenter (E) verbunden. Die Vorspannung des Muskels war an der Mikrometerschraube (M) regulierbar, die Amplitude der sinusförmigen Dehnung war am Exzenter einzustellen. Die sinusförmige mechanische Dehnung konnte über einen COLLIN'schen induktiven Aufnehmer (I) direkt auf dem Oszillographen registriert werden. Auf dem n. isciadicus lag eine Reizelektrode (R), über die Rechteckpulse vom Pulsgenerator (Pu) auf den Nerven zur Messung der Leitungsgeschwindigkeit übertragen werden konnten. Die Aktionspotentiale primärer und sekundärer Muskelspindelafferenzen wurden nach Filamentpräparation an den Hinterwurzeln L₇ - S₁ mit einer hakenförmigen Silberelektrode (A) abgeleitet und über einen TEKTRONIX-Vorverstärker (V) vom Typ 122 auf einem TEKTRONIX-Oszillographen sichtbar gemacht.

Präparation

Nach intraperitoneal eingeleiteter Narcoren-Narkose wurden die Katzen in folgender Weise operiert: Durch die linke vena saphena wurde eine Venüle in die vena cava caudalis geschoben, um Narkosemittel oder Elektrolytlösungen dem Tier zuführen zu können. Eine Trachealkanüle wurde nach Tracheotomie gelegt; dadurch konnte notfalls künstlich beatmet werden.

Die eigentliche Operation begann mit einer tiefen Spinalisation auf der Höhe Th₁₀₋₁₂. Das Rückenmark wurde nach Spaltung der dura mater stumpf durchtrennt; darauf die Wunde wieder verschlossen. Mit einer Luerschen-Knochenzange wurden die Bornfortsätze von L₇ - L₄ entfernt. Dabei blieb das Rückenmark noch unter dem Schutz der Dura. Abschließend wurde der nervus femoralis des rechten Hinterbeines unter dem lig. inguinale durchtrennt.

Die weitere Operation erfolgte auf dem Experimentiertisch, wo man zunächst die Lendenwirbelsäule des Tieres mit Metallstiften an den Querfortsätzen fixierte. Aus der Rückenmuskulatur wurde ein Pool gebildet, den ein mit warmem Wasser durchströmter Schlauch wärmte. Nach Eröffnung der Dura und Durchtrennung der Vorderwurzeln $L_5 - S_1$ wurde der Pool mit warmem wassergesättigten Parafinöl gefüllt und das Rückenmark damit abgedeckt. Die Operation des rechten Hinterbeines umfaßte die Freipräparation des m. triceps surae, die Denervation des gesamten Beines mit Ausnahme der Nerven zu dem untersuchten Muskel und das Vernähen der am Calcaneus abgetrennten Achillessehne an einen Draht. Schließlich wurde das Bein an Femur und Tibia mit Stahlstiften in einem mit warmem Parafinöl gefüllten Pool fixiert. Bei einem Teil der Versuche wurde nur der m. gastrocnemius gedehnt.

Registrierung

Nach der von HUNT und KUFFLER angegebenen Methode (HUNT und KUFFLER 1951) wurden einzelne Hinterwurzelfilamente der Segmente $L_7 - S_1$ mit Uhrmacherpinzetten isoliert und auf eine hakenförmige Silberelektrode gelegt.

Handelte es sich um eine aus dem Gastrocnemius-Soleus stammende Afferenz, war die Unterscheidung in Muskelspindel oder Golgi-Afferenz zu treffen. Zu diesem Zweck wurde ein elektrischer Rechteckpuls von 3-5 V und 0,5 msec Dauer auf den n. ischiadicus gegeben. Dieser elektrische Reiz führte zu einer kurzdauernden, zuckungsförmigen Kontraktion der extrafascularen Muskelfasern des triceps surae, wodurch die Golgi-Rezeptoren aktiviert, die Muskelspindeln aber gehemmt wurden. Mit derselben Reizanordnung ließ sich die Leitungsgeschwindigkeit der gerade untersuchten Faser bestimmen.

Die Nervenlänge wurde im allgemeinen nur extern gemessen, wodurch ein Fehler von 10 % nicht vermeidbar war.

Die an den Hinterwurzeln abgeleiteten Aktionspotentiale wurden über einen TEKTRONIX 122 Vorverstärker auf einen TEKTRONIX

565-Oszillographen gegeben. Hier wurde auch über einen induktiven Aufnehmer die Änderung der Muskellänge aufgezeichnet. Z.T. wurden photographische Registrierungen vorgenommen, z.B. wurden die Versuche mit Magnetbändern (Telefunken MAS 24 und Ampex SP 300) aufgenommen. Damit war eine spätere quantitative Analyse nach verschiedenen Gesichtspunkten möglich.

Die mittlere Entladungsrate konnte während des Versuches mit einem elektronischen Zähler von HARTMANN und BRAUN bestimmt werden. Den Kehrwert der Impulsintervalle (= Momentanfrequenz) zeigte ein von J. KLAUSKE konstruierter elektronischer Zähler an.

Reiz

Die sinusförmige Dehnung und Entdehnung des Gastrocnemius-Muskels wurde durch die Rotation eines Exzenters um die Achse eines Elektromotors bewirkt. Für den untersuchten Frequenzbereich von 0,3 - 170 Hz standen zwei Motoren zur Verfügung. Dabei handelte es sich um einen Elektromotor der Firma HEIDOLPH Typ D 73 Leistung 50 W für den Bereich von 0,3 - 30 Hz und um einen Elektromotor der Firma ENGEL Typ UM 4360 Leistung 80 W für den Bereich von 20 - 170 Hz. Die Drehzahlen beider Motoren ließen sich stufenlos variieren.

Die Dehnung des Muskels erfolgte durch das mechanische System, die Entdehnung durch die elastischen Rückstellkräfte des Muskels, der etwas vorgedehnt werden mußte, um einen sinusförmigen Verlauf auch der Entdehnungsphase zu erhalten. Eine weitere Vordehnung war meist nötig, um über die tonische Schwelle der jeweils untersuchten Afferenz zu kommen.

Die Reizparameter, die unabhängig von einander variiert werden konnten, waren Amplitude und Frequenz der sinusförmigen Reizung und die Vorspannung über der tonischen Schwelle (Abb. 2). Die vorliegende Arbeit behandelt vorwiegend die Antwort auf eine Variation der Reizfrequenz bei konstanter Amplitude und

Vorspannung.

Eine amplitudengetreue Übertragung im gekoppelten mechanischen System Muskel-Reizapparatur war bis zu einem Bereich zwischen 50 und 70 Hz gegeben. Ausmaß und Beginn der Dämpfung hingen von der Muskelmasse ab. In den ersten Experimenten, in denen ein Potentiometer zur Registrierung der Muskellänge diente, trat Dämpfung schon bei 40 Hz auf. Mit dem in allen späteren Experimenten benutzten induktiven Aufnehmer betrug die Dämpfung der Amplitude über 70 Hz etwa 12 Dezibel pro Oktave (siehe Abb. 3)

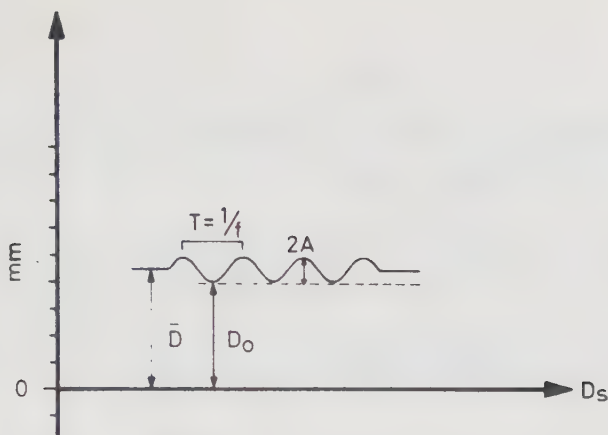


Abb. 2: Reizparameter

D_0 = Vordehnung über der tonischen Schwelle D_s

$\bar{D}$ = mittlere Dehnung, A = Amplitude der Sinusreizung

$m = \frac{A}{\bar{D}}$ = Modulationsgrad, T = Periodendauer = $\frac{1}{f}$

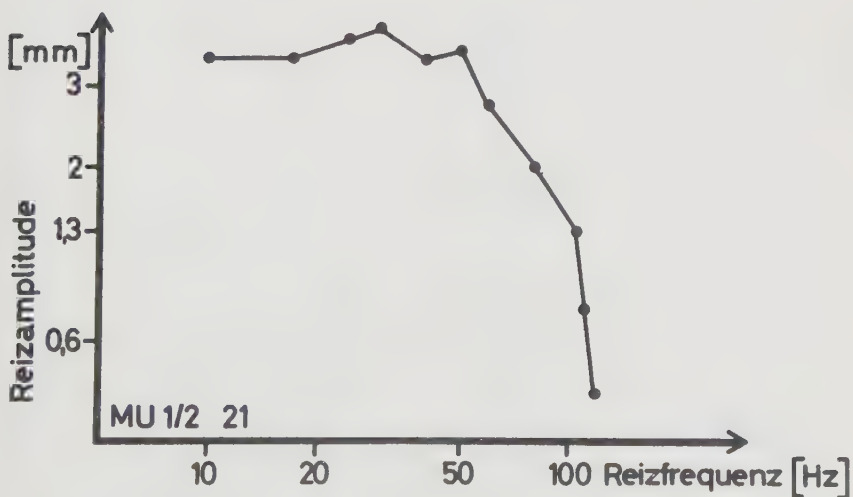


Abb. 3:

Verhalten der Reizamplitude (hier 3,5 mm) bei ansteigender Reizfrequenz. Resonanz tritt zwischen 30 und 40 Hz auf, Dämpfung beginnt bei ca. 50 Hz. Sie bewirkt eine Verkleinerung der Reizamplitude um 12 Dezibel pro Oktave.

Material

Die Untersuchungen, auf denen die vorliegende Arbeit beruht, wurden an 25 erwachsenen Katzen in leichter Nembutalnarkose durchgeführt.

Insgesamt untersucht wurden 29 Muskelspindelafferenzen:

davon gehörten nach ihrer Leitungsgeschwindigkeit zur Gr. Ia 8

zur Gr. II 9

davon waren nicht klassifizierbar 2

die Leitungsgeschwindigkeit wurde nicht gemessen bei 10

Versuchs- nummer	Afferenz	Film	Leitungsgeschwin- digkeit	Klasse
I	1	}	nicht gemessen	-
II	2			-
III	3			-
IV	4	1-2	75	1a
VI	5	2-4	65	?
VI	6	6	}	-
VIII	7	1-4		-
VIII	8	5		-
IX	9			-
X	10			-
XI	11	2	65	?
XI	12	3	60	2
XI	13	5	74	1a
XII	14	1-2	24	2
XII	15	4	14	2
XIII	16	1-2	30	2
XIV	17	1-2	100	1a
XIV	18	4-7	100	1a
XIV	19	8-9	83	1a
XV	20	1	115	1a
XVI	21	1-3	nicht gemessen	-
XVI	22	4-5	24	2
XVI	23	6	94	1a
XVI	24	7-12	19	2
XVII	25	1-3	nicht gemessen	-
XVII	26	4	35	2
XVIII	27	1-3	51	2
XX	28	1	80	1a
XX	29	2	23	2

Tabelle 1: Art des Untersuchungsmaterials

Ergebnisse

A. Niedrige Reizfrequenzen (0,3 - 30 Hz)

Bei sinusförmiger Dehnung mit Frequenzen von unter 1 Hz antworteten primäre und sekundäre Afferenzen mit einer kontinuierlichen Entladungsfolge, deren Momentanfrequenz sinusförmig moduliert war - allerdings nur bei sehr kleinen Reizamplituden. War die Reizamplitude größer (z.B. 3 mm in Abb. 4), so fand schon im Bereich niedrigster Reizfrequenz eine deutliche Gruppierung der Entladung statt: Die Afferenzen antworteten nur während der Dehnung bis zu ihrem Maximum. (Beispiel für eine primäre Affferenz: Abb. 4, für eine sekundäre: Abb. 5).

Mit weiter steigender Frequenz der sinusförmigen Reizung wurde die Gruppierung der Entladungen deutlicher, ihre Zahl pro Sinusperiode nahm ab, und der Bereich der höchsten Momentanfrequenz lag deutlich v o r dem Reizmaximum; dieser Phasenverlauf war bei primären Afferenzen größer. Während der Entdehnung erfolgten keine Entladungen. Dieses Schweigen der Affferenz während der Entdehnung und die mit steigender Reizfrequenz abnehmende Entladungszahl sind vermutlich durch Schwellenphänomene am Entstehungsort der Aktionspotentiale bedingt.

Die mittlere Entladungsrate ist die Anzahl der Entladungen pro Sekunde, die zum Teil von photographischen Registrierungen ausgezählt, zum Teil während des Versuches mit einem elektronischen Zähler über 10 Sekunden gemessen wurde. Obwohl die Anzahl der Entladungen pro Sinusperiode mit steigender Reizfrequenz abnahm, stieg die mittlere Entladungsrate bis zu 10 Hz langsam, danach steiler an. Der Anstieg erfolgte nicht kontinuierlich, sondern über mehrere Nebenmaxima. Die zwischen den Maxima liegenden Täler entstanden, wenn sich mit geringer Steigerung der Reizfrequenz die Zahl der Entladungen plötzlich um einen Spike verminderte (Abb. 6). Ursache hierfür ist das Refraktärverhalten der Faser, das nur eine bestimmte Maximalfrequenz erlaubt, so daß bei sich verkürzender Phasendauer schließlich eine, die letzte Entladung fortfallen muß.

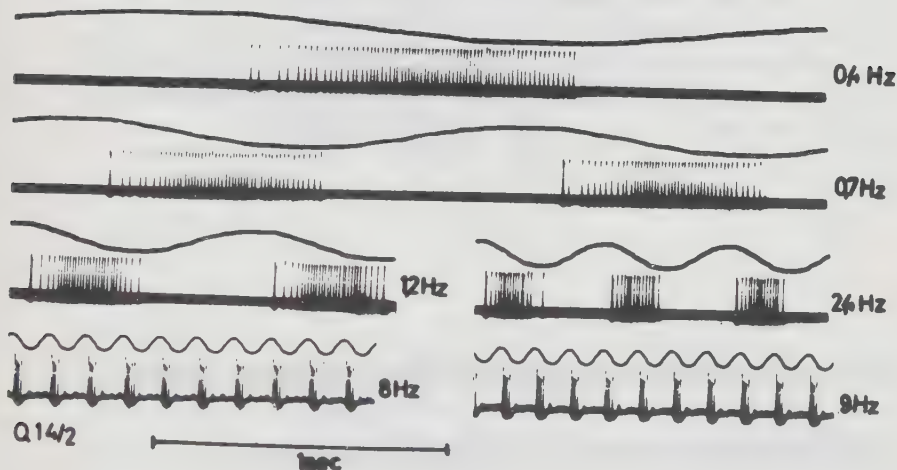


Abb. 4

Ausschnitte aus einer photographischen Originalregistrierung, die das Verhalten einer primären Afferenz (Leitungsgeschwindigkeit 100 m/sec) bei sinusförmiger Dehnung des m. gastrocnemius zeigt. Die Reizamplitude betrug 3 mm; die Filmstreifen sind von links nach rechts zu lesen; Dehnung des Muskels ist nach unten aufgetragen. Bei der hier angewandten Amplitude zeigt sich schon bei niedrigen Reizfrequenzen (0,4 Hz; 0,7 Hz)

eine deutliche Gruppierung der Entladungen. Die Muskelspindel beantwortet nur die Phase der Muskeldehnung, der Bereich der kürzesten Impulsintervalle findet sich schon vor dem Reizmaximum. Kurz nach dem Punkt der maximalen Dehnung bricht die Entladungsfolge plötzlich ab. Noch deutlicher ist diese Gruppierung der Impulse bei höheren Reizfrequenzen (2,4 Hz; 9 Hz), da die Zahl der Entladungen pro Sinusreiz abnimmt. Der Bereich der kürzesten Impulsintervalle liegt schon bei 2,4 Hz ca. 90° vor dem Reizmaximum, bei 9 Hz findet sich eine reine Geschwindigkeitsantwort; Die Entladungen brechen schon vor dem Gehnngsmaximum ab.

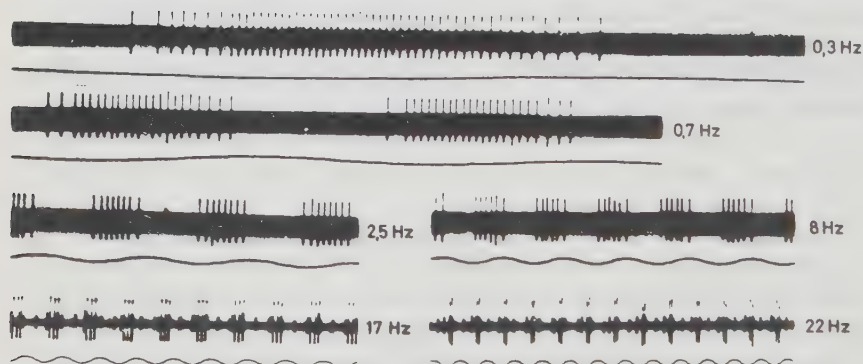


Abb. 5

Ausschnitte aus photographischen Originalregistrierungen vom Entladungsmuster einer sekundären Afferenz (Leitungsgeschwindigkeit $60 \text{ m} \cdot \text{sec}^{-1}$) bei sinusförmiger Dehnung. Auch hier ist die in der vorhergehenden Abbildung beschriebene Gruppierung von Impulsen deutlich, ebenso der Phasenvorlauf bei 17 und 22 Hz.

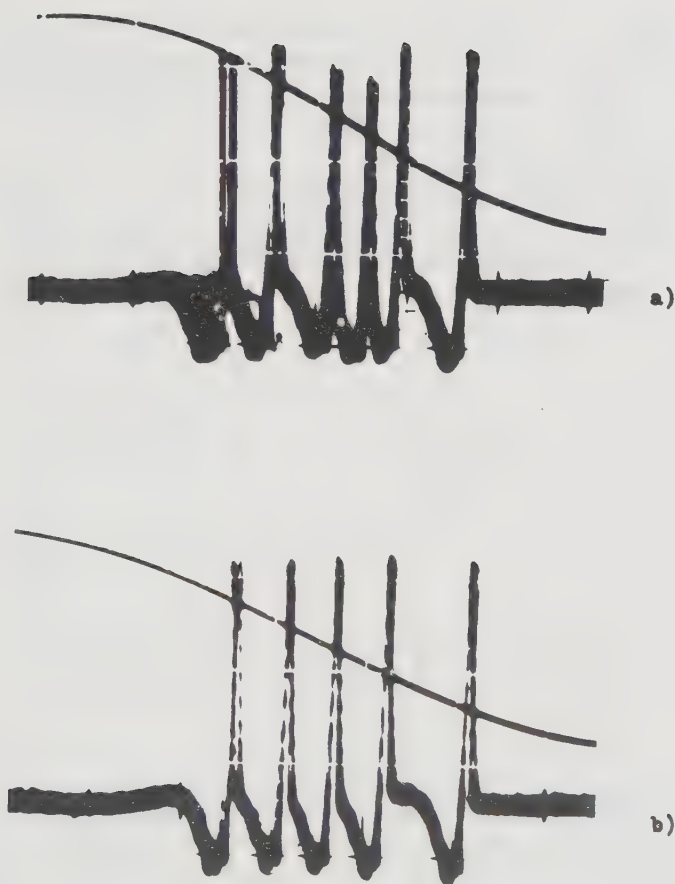


Abb. 6

Entladungsmuster einer sekundären Afferenz (Leitungsgeschwindigkeit 51 m/sec) bei zwei verschiedenen Reizfrequenzen. Es wurden 10 Sinusperioden überlagert, der Reizsinus triggerte das Oszillographenbild. Die Abbildungen sind von rechts nach links zu lesen, Dehnung ist nach oben aufgezeichnet.

- a) Reizfrequenz 7,5 Hz: Die Muskelspindelafferenz beantwortet die Dehnungsphase eines jeden Reizsinus mit 6 Entladungen, deren Position untereinander und zum Reiz völlig konstant ist, bis auf die letzte Entladung, die offensichtlich schwelennah ausgelöst wird.
- b) Bei geringer Erhöhung der Reizfrequenz (8,5 Hz, andere Zeitauflösung) ist der schwelennah ausgelöste Impuls fortgefallen. Die Spindelafferenz beantwortet jeden Reizzyklus mit 5 Entladungen.

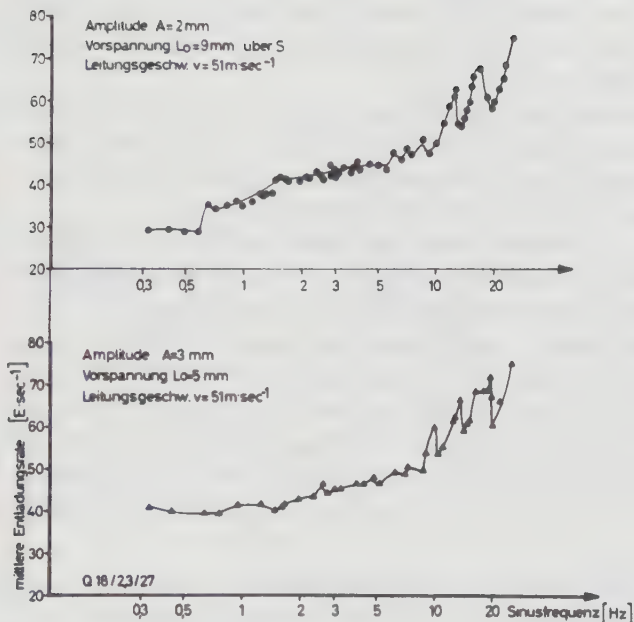


Abb. 7

Die mittlere Entladungszahl einer sekundären Affferenz wurde über der Reizfrequenz (0,3 - 25 Hz) aufgetragen. Bei Ableitung von dem gleichen Hinterwurzelfilament wurden außer der Frequenz auch Vorspannung und Amplitude variiert. Beiden Kurven gemeinsam ist der relativ flache Verlauf bis zu 10 Hz, dann beginnt Resonanz. Bei der unteren Kurve mit der höheren Reizamplitude liegt die mittlere Entladungszahl bei ganz niedrigen Reizfrequenzen deutlich höher. Hier wirkt sich das P-Übertragungsverhalten des Rezeptors aus, der, wie schon an Hand der Originalregistrierungen gezeigt worden ist, bei niedrigen Reizfrequenzen hauptsächlich das Maximum der Auslenkung beantwortet. Außerdem ist die Lage der Nebenmaxima in beiden Kurven nicht ganz identisch, da der Wegfall einer Entladung pro Sinusperiode frequenz- und amplitudenabhängig ist.

Die Momentanfrequenz wurde mit einem von J. KLAUSKE konstruierten elektronischen Zähler gemessen und als eine Reihe von hell getesteten Punkten ausgegeben, deren Höhe über der Nulllinie in reziprokem Verhältnis zu den jeweiligen Intervallen zwischen den einzelnen Impulsen stand.

Bei niedrigfrequenter Reizung erhielt man auf diese Weise sinusförmig modulierte Kurven; es lag hier also ein lineares oder angenähert lineares Übertragungsverhalten vor. Mit steigender Reizfrequenz geht diese Linearität jedoch verloren:

1. Die Entladungen brechen nach Erreichen des Reizmaximums oder schon kurz vorher plötzlich ab. 2. Die Steilheit von Anstieg und Abfall der Momentanfrequenzkurve ist verschieden.

Dieses Verhalten konnte bei primären und sekundären Afferenzen in gleicher Weise beobachtet werden (vgl. Abb. 9 und 10). Man kann also das Übertragungsverhalten von Muskelspindeln nur bei ganz niedrigen Reizfrequenzen mit kleinen Amplituden als linear betrachten. Bei höherfrequenter Reizung traten Nichtlinearitäten bei der Übertragung von sinusförmigem Reiz in Entladungsmuster auf.

Zur genaueren Analyse dieser Nichtlinearitäten mußten differenziertere Auswertungsmethoden angewandt werden. Besonders geeignet, zwei miteinander in periodischer Abhängigkeit stehende Vorgänge darzustellen, sind LISSAJOU-Figuren. Dazu wurde die sinusförmige mechanische Dehnung auf die x-Achse und die Momentanfrequenz (Reziprokwert des Impulsintervalls) auf die y-Achse eines Speicheroszillographen gelegt und 10 bis 20 Durchgänge überlagert. Bei linearem Übertragungsverhalten müßten bei der Auftragsart Ellipsen entstehen, wenn die Phasenverschiebung zwischen Reiz und Reizantwort $\neq 0^\circ$ und $\neq 180^\circ$ ist. Der Querdurchmesser der Ellipse ist der Phasenverschiebung proportional. Symmetrische Ellipsen erhielt man nur bei sehr niedriger Reizfrequenz (0,3 Hz). Mit steigender Frequenz jedoch führte eine Veränderung der Schwellen am Entstehungsort der Aktionspotentiale zu einem Abbrechen der Aktivierung und gleichzeitig wurde die Abweichung von der elliptischen Form sehr deutlich. Nicht nur bei Steigerung der Reizfrequenz offenbarten sich Abweichungen von der Linearität, sondern auch, wenn bei konstanter Reizfrequenz die Amplitude stufenweise vergrößert wurde (Abb. 12 u. 13).

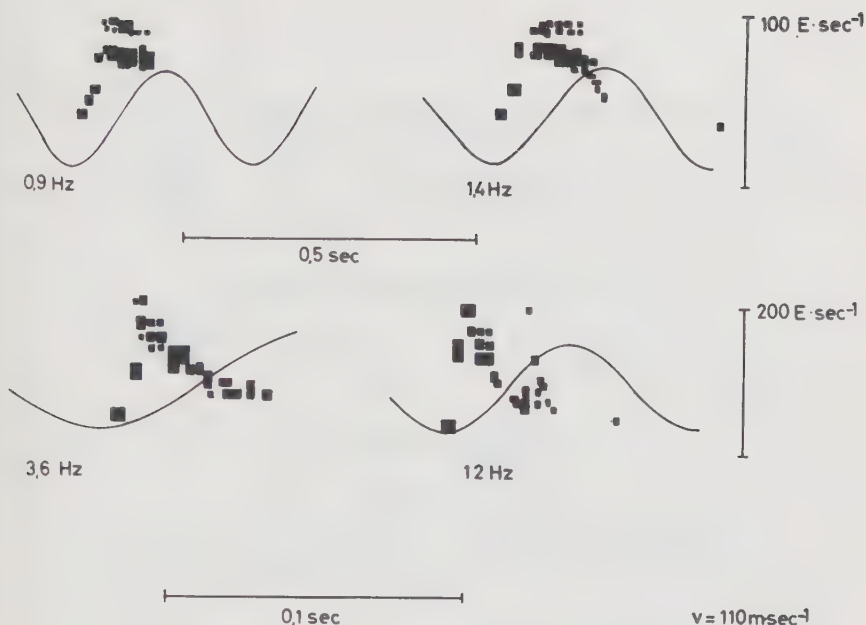


Abb. 8

Überlagerungsbilder der Momentanfrequenz einer primären Affferenz (Leitungsgeschwindigkeit 110 m/sec) bei sinusförmiger Reizung; der Reiz triggerte das Oszillographenbild. Die von 20 Reizperioden überlagerten Lichtpunkte der Momentanfrequenz sind nachgezeichnet. Schon bei 0,9 Hz liegt das Maximum der Momentanfrequenz ca. 90° vor dem Reizmaximum, bei 3,6 und 12 Hz. betrug der Phasenvorlauf sogar 160° . Für das Entladungsmuster dieser primären Affferenz scheint der zweite Differentialquotient der Muskellänge, die Beschleunigung, bei höheren Frequenzen maßgeblich zu sein.

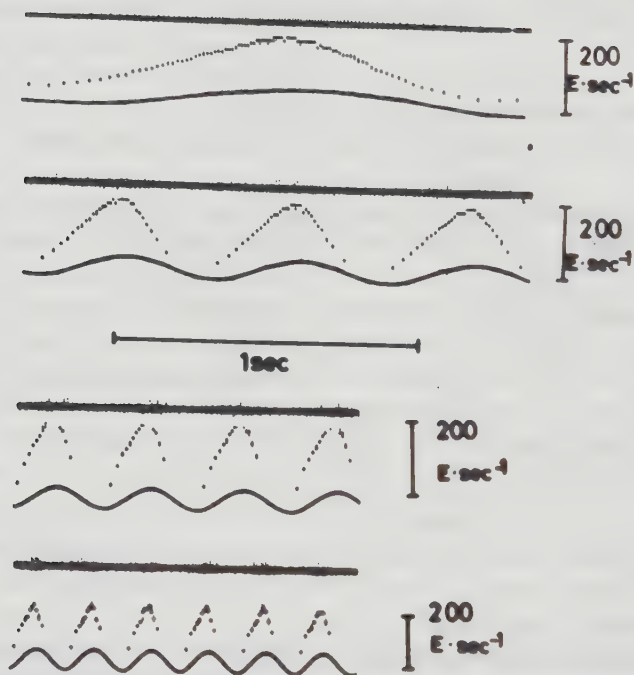


Abb. 9

Momentanfrequenzkurve einer primären Afferenz (Leitungsgeschwindigkeit 74 m/sec).

Oberer Strahl: die von der Hinterwurzel abgeleiteten Aktionspotentiale.

Mittlerer Strahl: Momentanfrequenz, Eichung an der rechten Seite

Unterer Strahl: Reizsinus von links nach rechts zu lesen.

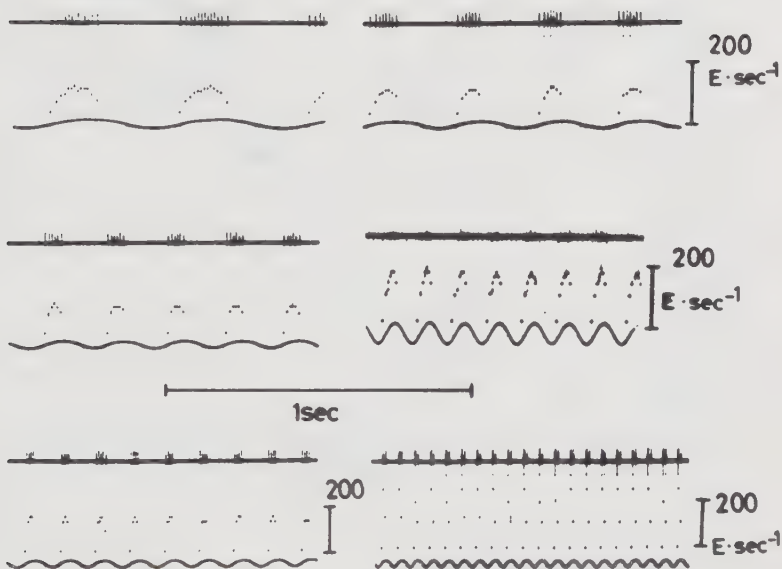


Abb. 10

Momentanfrequenzkurve einer sekundären Afferenz (Leitungsgeschwindigkeit 35 m/sec).

Unter denselben Registrierbedingungen wie in der vorhergehenden Abbildung wurden Reizsinus, Aktionspotentiale und deren Momentanfrequenz gleichzeitig aufgenommen.

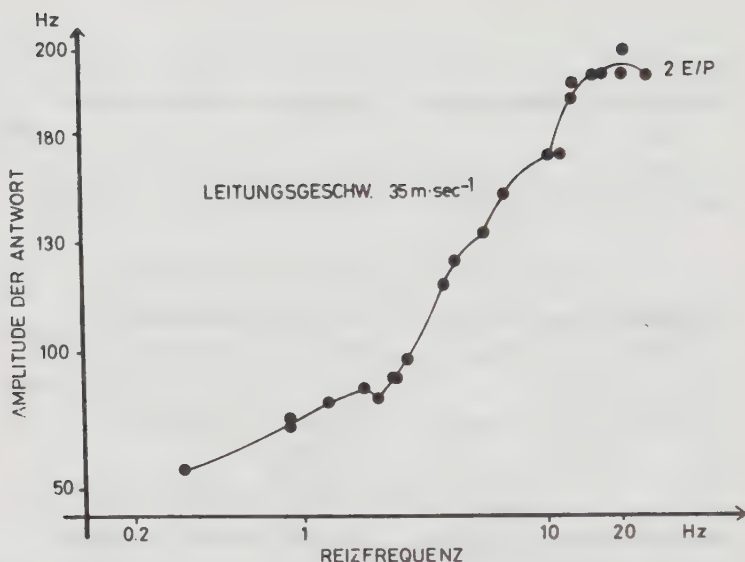


Abb. 11

Amplitudenfrequenzgang einer Muskelspindel. Die Amplitude der Reizantwort wurde vom Minimum zum Maximum der Momentanfrequenz abgelesen. Allerdings war das Minimum nicht identisch mit der Nulllinie, da der elektronische Zähler die Impulsintervalle maß und da das Intervall von letzten zum ersten Spike zweier Impulssalven besonders bei höheren Frequenzen nicht unendlich lang war. Das Überwiegen der nichtlinearen Übertragungseigenschaften der Muskelspindeln läßt von vornherein eine Darstellung, wie sie dem in der Nachrichtentechnik üblichen Amplituden-Frequenzgang entspricht, als nicht sehr aussagekräftig erscheinen.

Die in Abb. 11 gewählte Art der Darstellung erlaubt vielleicht im Bereich niedriger Reizfrequenzen unter 3 Hz Aussagen über das Rezeptorpotential. Der Resonanzpunkt des Systems ist bei 20 Hz noch nicht erreicht. Er liegt dort, wo die Verschmelzungsfrequenz auftritt.

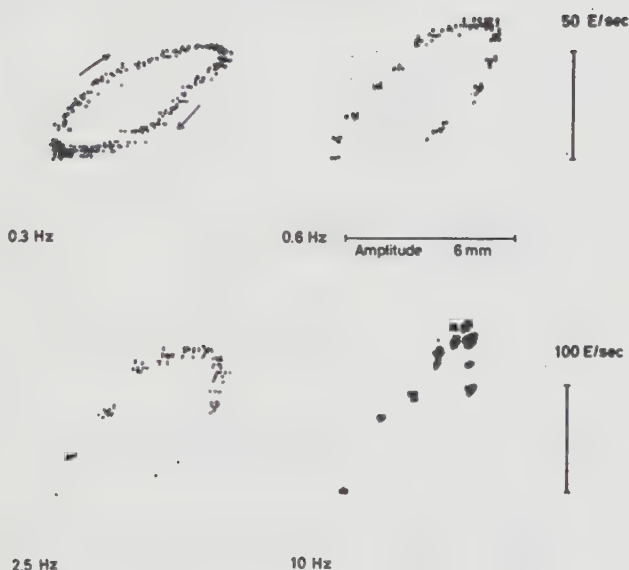
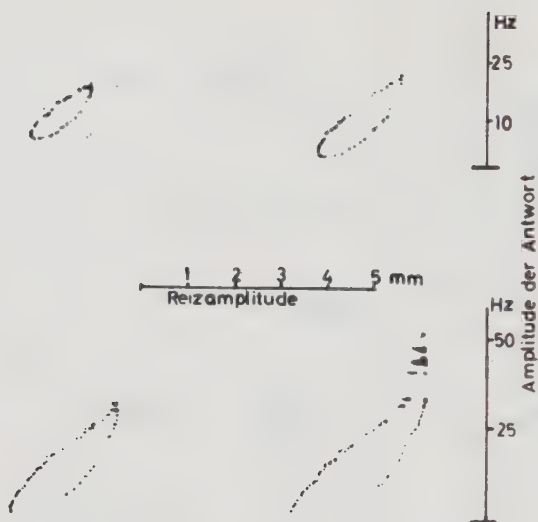


Abb. 12

LISSAJOU-Figuren der Reizantwort bei vier verschiedenen Reizfrequenzen und konstanter Amplitude einer primären Afferenz (Leitungsgeschwindigkeit 74 m/sec). Alle Figuren laufen im Uhrzeigersinn, bei 0,3 Hz ist die Umlaufrichtung mit Pfeilen eingezeichnet. Es wurden 10 - 20 Umläufe überlagert. Der sinusförmige Reiz lag auf der x-Achse eines Speicheroszillographen, auf der y-Achse die Momentanfrequenz. Eine geschlossene, symmetrische Figur, wie sie bei linearem Übertragungsverhalten entstehen müßte, erhält man nur bei 0,3 Hz. Wegen der Phasenverschiebung zwischen Reiz und Reizantwort hat sie elliptische Formen. Bei allen höheren Frequenzen bricht die Aktivierung nach dem Reizmaximum plötzlich ab. Bei 10 Hz Reizfrequenz ist die elliptische Form stark deformiert.



0.5 Hz

Abb. 13

Bei gleichen Registrierbedingungen wie in der vorhergehenden Abbildung wurden LISSAJOU-Figuren bei konstanter Reizfrequenz (0,5 Hz) und verschiedenen Reizamplituden aufgenommen. Es handelte sich um eine sekundäre Afferenz (Leitungsgeschwindigkeit 35 m/sec). Bei der hier angewandten niedrigen Reizfrequenz erhält man bei kleiner und mittlerer Reizamplitude (die beiden oberen Figuren) eine symmetrische Form der Reizantwort. Bei größerer Reizamplitude jedoch traten Nichtlinearitäten bei der Transformation des sinusförmigen Reizes in Entladungsfolgen auf, die eine Asymmetrie der LISSAJOU-Figuren bewirkten.

Die Latenzzeit zur ersten und letzten Entladung der sich bei jeder Reizperiode wiederholenden Impulsfolge wurde vom Reizminimum aus gemessen. Für die Latenzzeit der letzten Entladung war die Laufzeit durch das Axon und die Dauer der Reizphase bestimmend. Die Latenzzeit zur ersten Entladung setzte sich additiv aus zwei Komponenten zusammen: Erstens der oben schon erwähnten Laufzeit des Spikes bis zu den Hinterwurzeln. Sie ist eine konstante, von der Faserdicke abhängige Größe. Zweitens der Zeitdauer, bis das ansteigende Rezeptorpotential überschwellig wird und den ersten Spike auslöst. Sie war abhängig von der Dauer der Reizphase. Offensichtlich gibt es eine konstante Schwelle des Rezeptors, die bei schnellerem Anstieg des Rezeptorpotentials (hohe Frequenz, kurze Phasendauer) schneller erreicht wird als bei niedrigen Reizfrequenzen. Diese direkt proportionale Abhängigkeit der Latenzzeiten bestand für primäre und sekundäre Afferenzen in Bereich von einem bis fünf, höchstens zehn Hz. Bei Reizfrequenzen über oder unter diesem Bereich war die Latenzzeit im Verhältnis zur Phasendauer länger; besonders auffällig war dieses Phänomen bei sekundären Afferenzen zwischen 20 und 30 Hz Reizfrequenz. Hierbei spielte die reine Leitungszeit bis zu den Hinterwurzeln (3-4 msec) sicher schon eine Rolle, aber auch wenn die Latenzzeit um diesen Wert korrigiert und zur Phasendauer in Beziehung gesetzt wurde, zeigte sich die relative Verzögerung bei der Auslösung des ersten Spikes.

Eine Untersuchung der Phasenverschiebung zwischen Maximum von Reiz und Antwort ist nur bei Reizfrequenzen bis zu 30 Hz sinnvoll, darüber hinaus würde nämlich die Latenzzeit von der Impulsentstehung bis zu ihrer Registrierung das Ergebnis in immer stärkerem Maße verfälschen.

Die Messung der Phasenverschiebung zwischen den beiden Maxima wurde dadurch erschwert, daß Nichtlinearitäten in der Reizantwort auftraten. Die von ihnen bewirkte Asymmetrie in der Reizantwort konnte bei verschiedenen Frequenzen ganz unterschiedlich ausfallen. So ergaben sich auch keine stetigen Kurvenverläufe, wenn der Phasenwinkel über der Reizfrequenz aufgetragen wurde.

Trotzdem ließen sich für alle untersuchten Muskelspindelafferenzen folgende Feststellungen treffen:

1. Ein Phasennachlauf wurde nie beobachtet.
2. Auch bei Reizfrequenzen unter 1 Hz entluden alle Afferenzen mit der höchsten Momentanfrequenz v o r dem Reizmaximum.
3. Der Phasenvorlauf nahm mit steigender Reizfrequenz bis zu einem Maximum zu.

Dagegen unterschieden sich primäre und sekundäre Afferenzen in folgenden Punkten: Bei niedrigen Reizfrequenzen unter 1 Hz hatten primäre Afferenzen eine positive Phasenverschiebung von ca. 30° , sekundäre nur von 20° . Zwischen 5 und 10° Reizfrequenz zeigten die Antwortskurven von primären Afferenzen einen Vorlauf von ca. 90° , die von sekundären nur einen Vorlauf von 50° . Einzelne primäre Afferenzen wiesen bei 15 Hz eine Beschleunigungsantwort auf; sie feuerten mit den kürzesten Intervallen bis zu 160° vor dem Reizmaximum (s. Abb. 8).

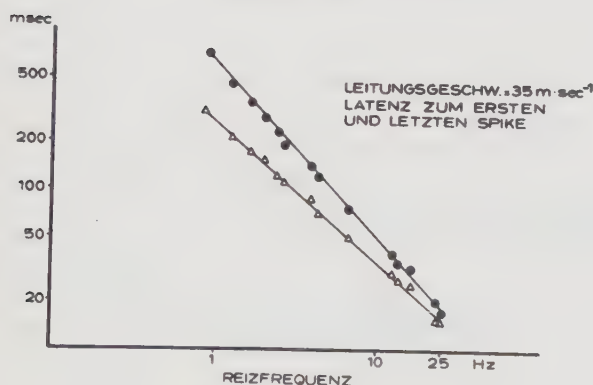
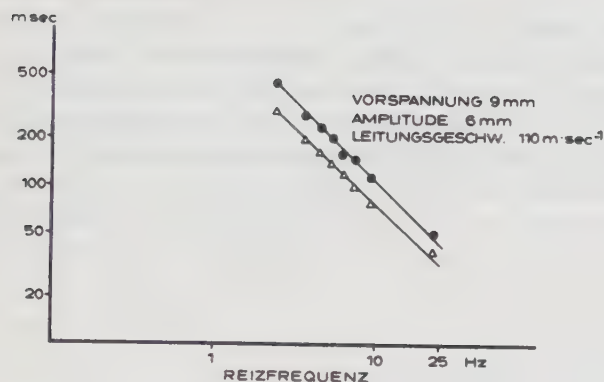


Abb. 14

Latenzzeit in Millisekunden zur ersten (Dreiecke) und letzten (Kreise) Entladung einer Impulsreihe, die durch sinusförmige Dehnung ausgelöst wurde. Oben bei einer primären, unten bei einer sekundären Afferenz.

Auf der Abszisse ist die Reizfrequenz aufgetragen, auf der Ordinate die Latenzzeit, beides in logarithmischem Maßstab. Für die primäre Afferenz zeigen beide Latenzzeitverläufe eine

Steigung von -1 , d.h. die Latenzzeiten stehen in direkter Abhängigkeit zur Dauer der Reizphase.
Bei der sekundären Affferenz (unten) trifft das nur für den Latenzzeitverlauf der letzten Entladung zu. Die der ersten Entladung zeigt eine Steigung von $-0,8$, d.h. es dauert bei höheren Frequenzen relativ länger, bis der sinusförmige Reiz den ersten Spike auslöst.

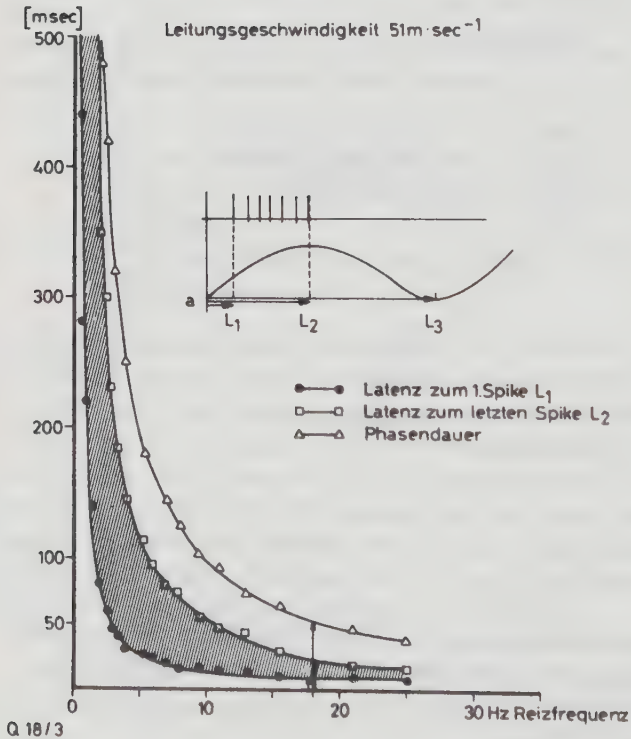


Abb. 15

Verteilung der Impulssalven während der Reizphase. Sekundäre Affferenz. Über der Reizfrequenz (Abszisse) ist die Phasendauer

(Dreiecke) aufgezeichnet. Sie ist der Reziprokwert der Reizfrequenz. Darunter die zeitliche Verteilung der Impulssalve (schraffiert von der ersten (Punkte) bis zur letzten (Quadrate) Entladung). Die Latenzzeiten wurden, wie aus der eingeschobenen schematischen Darstellung (a) hervorgeht, vom Reizminimum aus gemessen. Es wird deutlich, daß die Muskelspindel bei niedrigen Reizfrequenzen fast während der gesamten Reizphase feuert, bei höheren Reizfrequenzen jedoch nur noch die aktive Phase der Dehnung beantwortet.

B. Hohe Reizfrequenzen und vibratorische Reizung (30-170 Hz)

Sämtliche untersuchten primären und sekundären Muskelspindeln folgten auf sinusförmige Reizung über 150 Hz. Wie schon gezeigt wurde, waren dann allerdings die Amplituden der Reize sehr gering, so daß in diesem Frequenzbereich nur noch von vibratorischer Reizung mit unkontrollierter Reizform gesprochen werden kann. Die obere Grenzfrequenz, auf die primäre und sekundäre Muskelspindeln antworten können, wurde in keinem der sechs Versuche mit hochfrequenter sinusförmiger Reizung durch die obere Frequenz (170 Hz), die mit dem zweiten Motor unserer Versuchsanordnung möglich war, erreicht.

Aus der Analyse der Muskelspindelreaktion auf Reizfrequenzen über 150 Hz kann vermutet werden, daß die obere Grenzfrequenz von Muskelspindelafferenzen durch die absolute und relative Refraktärzeit der Axonmembran begrenzt wird. Wir haben keinen Hinweis dafür gefunden, daß ein prinzipieller Unterschied zwischen primären und sekundären Muskelspindelafferenzen besteht außer dem, daß die dünneren sekundären Afferenzen eine längere Refraktärzeit und dadurch eine etwas niedrige Grenzfrequenz haben. Dieser Befund steht im Gegensatz zu der Mitteilung von LIPPOLD und Mitarbeiter (1958) und MATTHEWS (1964), die bei sekundären Muskelspindelafferenzen keine Reaktion auf Sinusreizfrequenzen über 10 Hz fanden.

ergaben sich unstetige Kurvenverläufe, wenn die mittlere Entladungsrate über der Reizfrequenz aufgetragen wurde. Sie unterschieden sich für primäre und sekundäre Afferenzen im Prinzip nicht. Auch sekundäre Afferenzen mit extrem niedriger Leitungsgeschwindigkeit folgten vibratorischer Reizung mit einer regelmäßigen 1:1-Reaktion.

Diskussion

Zahlreiche Versuche, das Übertragungsverhalten von Muskelspindeln mathematisch zu beschreiben (TOYAMA 1966, SCHÄFER und HENATSCH 1967, KATZ 1950, DAVEY und ROBERTS 1958), brachten die Diskussion in Gang, ob hierfür lineare Differentialgleichungen geeignet seien und welche Ordnung sie haben müßten. Im allgemeinen wurde die Muskellänge als Reizparameter gewählt und vernachlässigt, daß die Spannung einen Vorlauf hat (RACK 1966).

Durch unsere Messungen konnten die Beobachtungen von COOPER 1961, LUNDBERG und WINSBURY 1960, HARVEY und MATTHEWS 1961 und BESSOU und LAPORTE 1962 nicht bestätigt werden. Sie fanden, daß primäre Afferenzen hauptsächlich auf die Geschwindigkeit der Streckung ansprechen, sekundäre nur auf die Amplitude der Streckung. Alle von uns untersuchten Afferenzen reagierten auf die Muskellänge und auf den ersten Differentialquotienten der Länge, die Geschwindigkeit. Darüber hinaus war die Abhängigkeit der mittleren und momentanen Entladungsrate von der Reizfrequenz bei primären und sekundären Afferenzen außerordentlich ähnlich. Differenzen zwischen beiden Arten von Afferenzen ergaben sich bei der Phasenbeziehung zwischen Reiz und Antwort: Für primäre Afferenzen ist der Einfluß von Beschleunigung und Geschwindigkeit relativ größer als bei sekundären. Der Einfluß von Dehnungsgeschwindigkeit und Beschleunigung auf die Reaktion von Mechanorezeptoren wurde auch von WEEWERS 1966 bei Schmetterlingen gefunden. Die Beschleunigungsantwort primärer Afferenzen wurde von SCHÄFER und HENATSCH bei rampenförmiger Dehnung beobachtet.

Wie unsere Untersuchungen ergaben, ist der lineare Arbeitsbereich von primären und sekundären Afferenzen sehr klein: Nur bei hoher Vordehnung, kleiner Reizamplitude und Reizfrequenzen unter 1 Hz antworteten Muskelspindeln mit einer sinusförmig modulierten Momentanfrequenz. Nur unter diesen Bedingungen sind lineare Differentialgleichungen zur Beschreibung des Übertragungsverhaltens anwendbar. Bei höheren Reizfrequenzen dagegen zeigte sich eine ganz erhebliche Abweichung von einem linearen Übertragungsverhalten. Diese Nichtlinearität hat zwei Kompo-

nenten: Wir nannten sie Nichtlinearität erster und zweiter Art.

Die Nichtlinearität erster Art bewirkte, daß bei Reizfrequenzen über 1 Hz die Momentanfrequenz der Spindelentladungen nicht sinusförmig moduliert war. Die ansteigende Flanke war im allgemeinen flacher als die abfallende. Diese Nichtlinearität könnte durch passive Dehnungseigenschaften der intrafusalen Muskelfasern bedingt sein oder bei der Entstehung des Rezeptorpotentials auftreten.

Die Nichtlinearität zweiter Art

Im Frequenzbereich zwischen 5 und 15 Hz läßt sich aus dem Verlauf der momentanen Impulsfrequenz vermuten, daß das Generatorpotential etwa sinusförmig ist. In diesem Frequenzbereich tritt jedoch auch schon bei sehr kleinen Amplituden der Sinusreizung eine andere Nichtlinearität auf: Die Entladungen gruppieren sich im Rhythmus der Sinusfrequenz, auf dem absteigenden Ast der Reize "fehlen" Entladungen. Dieser plötzliche Abbruch der Reaktion wird umso deutlicher, je hochfrequenter die vorausgehenden Entladungen aufeinander folgten. Die Nichtlinearität zweiter Art ist also vermutlich durch Schwellenphänomene bedingt. Durch Akkommodation auf Grund der vorausgehenden Entladungen erhält sich die Schwelle für die Entstehung von Aktionspotentialen am ersten RANVIER'schen Schnürring des weiterleitenden primären oder sekundären Axons. Dadurch wird auf der absteigenden Flanke des Reizes bzw. des Generatorpotentials die Schwelle rasch unterschritten, so daß keine Entladung mehr ausgelöst wird.

Hinweise für klinische Untersuchungen

In den letzten Jahren wurde in verschiedenen Kliniken die vibratorische Muskelreizung als therapeutische Maßnahme bei spastischen Lähmungen versucht. HAGBARTH und EKLUND (1966) haben gezeigt, daß durch vibratorische Muskelreizung (160 Hz) der Tonus im gereizten Muskel ansteigt, während er im Antago-

nisten absinkt. Dies gilt auch für den Tonus im spastisch gelähmten Muskel. Unsere Untersuchungen haben ergeben, daß sowohl bei primären als auch bei sekundären Muskelspindelafferenzen die maximale mittlere Entladungsrate bei Vibrationsfrequenzen zwischen 80 und 120 Hz erreicht wird. Im Frequenzbereich von 120 bis 150 Hz entladen Muskelspindelafferenzen nur noch mit einer Entladung pro Reiz. Aus den Befunden von BIANCONI und van der MEULEN ist zu schließen, daß bei optimaler Position des vibratorischen Reizes Grenzfrequenzen zwischen 300 (sekundäre Spindelafferenzen) und 450 (primäre Spindelafferenzen) erreicht werden. Berücksichtigt man jedoch die Tatsache, daß beim therapeutischen Vorgehen der Vibrator auf den ganzen Muskel aufgesetzt wird und infolge der mechanischen Dämpfungseigenschaften von Haut, Unterhautfettgewebe und der Muskulatur angenommen werden kann, daß in diesem Frequenzbereich für die tiefer im Muskel gelegenen Muskelspindeln die Schwelle durch die vibratorischen Reize nicht mehr überschritten wird, so kann vermutet werden, daß Vibrationsfrequenzen zwischen 80 und 120 Hz für Therapiezwecke vermutlich optimal sind. In diesem Frequenzbereich entladen primäre und sekundäre Muskelspindeln gemeinsam noch mit etwa 2 Entladungen pro Reiz. Die Dämpfung der Amplitude durch Haut und Muskel ist jedoch noch nicht so stark wie bei sehr hohen Frequenzen.

Sollen jedoch für therapeutische Zwecke nur primäre Muskelspindelafferenzen gereizt werden, so sind Vibrationsfrequenzen über 300 Hz zu empfehlen. Ob in diesem Frequenzbereich durch Haut, Unterhautfettgewebe und Muskulatur allerdings noch genügend Amplitude auf einen spastischen Extremitätenmuskel übertragen wird, muß noch untersucht werden.

Zusammenfassung

Bei spinalisierten Katzen (Narcorennarkose) wurden die Aktionspotentiale einzelner primärer und sekundärer Muskelspindelafferenzen von isolierten Hinterwurzelfilamenten der Segmente L₇ bis S₁ abgeleitet.

Mit Ausnahme des nervus gastrocnemius waren alle Nerven des Hinterbeines und die Vorderwurzeln von L₅ bis S₁ durchtrennt. Nach Befestigung des Beines wurde der m. gastrocnemius sinusförmig gedehnt, wobei Reizamplitude, Vordehnung und Reizfrequenz variiert werden konnten.

In der vorliegenden Arbeit wurden hauptsächlich die Antworten von Muskelspindelafferenzen auf sinusförmige Reizung verschiedener Frequenz (0,3 - 170 Hz) bei konstanter Amplitude und Vordehnung untersucht. Es fanden sich dabei auffällig geringe Unterschiede im Verhalten von primären und sekundären Afferenzen: Die mittlere Entladungsrate von primären und sekundären Afferenzen nahm bei steigender Reizfrequenz in nicht monotoner Weise zu. Sowohl primäre als auch sekundäre Afferenzen folgten vibratorischer Reizung über 150 Hz.

Bei automatischer Registrierung der Momentanfrequenz (Impulsintervall⁻¹) zeigten sich zwei Arten von Nichtlinearität im Übertragungssystem Muskel - Muskelspindel - afferente Nerven-faser: 1. bei niedrigen Reizfrequenzen zwischen 1 und 4 Hz war die Momentanfrequenz nicht sinusförmig moduliert.

2. Bei höheren Reizfrequenzen brach die Aktivierung nach Überschreiten des Reizmaximums plötzlich ab; dadurch entstanden Pausen zwischen gruppierten Aktionspotentialen.

Die erste Nichtlinearität ist vermutlich durch Prozesse bei der Entstehung des Generatorpotentials bedingt; die Ursache für die zweite Art von Nichtlinearität sind Schwellenphänomene am Entstehungsort der Aktionspotentiale.

Bei Messung der Phasenbeziehung zwischen Reaktion und Reiz wurde bei primären und sekundären Afferenzen ein Vorlauf beobachtet, der bei primären Afferenzen größer als bei sekundären Afferenzen war und bis zu 160° betragen konnte. Dieser Befund weist darauf hin, daß zur Beschreibung der Reaktion

eine Differentialgleichung 2. Ordnung erforderlich ist. Da das übertragende System jedoch zwei verschiedene Abweichungen von linearem Übertragungsverhalten zeigte, sind die Methoden der linearen Systemanalyse auf das System Muskel-Muskelspindel-Afferenz nicht anwendbar.

Literaturverzeichnis

ANDERSSON, B. und LENNERSTRAND, G.:

Frequenzanalyse von einem Muskel-Muskelspindelssystem.

In: Fortschritte der Kybernetik, Hrsg. W. KROEBEL. München:
R. Oldenbourg 1967

BESSOU, P. and LAPORTE, Y.:

Responses from primary and secondary endings of the same
neuromuscular spindle of the tenuissimus muscle of the cat.
Symposium on Muscle Receptors. D. Barker (ed), Hong Kong Univ.
Press, Hong Kong (1962)

BIANCONI, R. and VAN DER MEULEN, Y.P.:

The response to vibration of the end-organs of mammalian
muscle spindles. J. Neurophysiol. 26, 177-190 (1963)

BOYD, I.A.:

The structure and innervation of the nuclear bag and the
nuclear chain fibre system in mammalian muscle spindles.
Phil. Trans. Roy-Soc. London, Ser. B, 245, 81-136, (1962)

COOPERS, S.:

The responses of the primary and secondary endings of muscle
spindles with intact motor innervation during applied stretch.
Quart. J. Exptl. Physiol. 46, 389-398 (1961)

CROWE, A. and MATTHEWS, P.B.C.:

Further studies of static and dynamic fusimotor fibers.
J. Physiol. 174, 132-151 (1964)

DAVEY, M.R. and ROBERTS, T.M.D.:

A transfer function relating deformation to impulse frequency
for a muscle spindle in the frog's toe.
J. Physiol. 144, 16P (1958)

GRANIT, R. and HENATSCH, H.D.:

Gamma control of dynamic properties of muscle spindles.
J. Neurophysiol. 19, 356-366 (1956)

HAGBARTH, K.E. and EKLUND, G.:

Tonic vibration reflexes (TVR) in spasticity.
Brain Res. 2, 201-203 (1966)

HARVEY, R.J. and MATTHEWS, P.B.C.:

The response of de-efferented muscle spindle endings in the cat's soleus to slow extension of the muscle.

J. Physiol. 157, 370-392 (1961)

HUNT, C.C. and KUFFLER, S.W.:

Stretch receptor discharges during muscle contraction.

J. Physiol. 113, 298-315 (1951)

LIPPOLD, O.C.J., REDFEARN, J.W.T. and VUCO, J.:

The effect of sinusoidal stretching upon the activity of stretch receptors in voluntary muscle and their reflex responses.

J. Physiol. 144, 373-386 (1958)

LUNDBERG, A. and WINSBURY, G.:

Selective adequate activation of large afferents from muscle spindles and Golgi tendon organs.

Acta physiol. scand. 49, 155-164 (1960)

MATTHEWS, P.B.C.:

The differentiation of two types of fusimotor fibre by their effects on the dynamic response of muscle spindle primary endings.

Quart. J. Exptl. Physiol. 47, 324-333 (1962)

MATTHEWS, P.B.C.:

Muscle spindles and their motor control.

Physiol. Revs. 44, 219-288 (1964)

ROBERTS, T.D.M.:

Rhythmic excitation of a stretch reflex revealing (a) hysteresis and (b) a difference between the responses to pulling and to stretching.

Quart. J. exp. Physiol. 48, 328-345 (1963)

STUART, D., OTT, K., ISHIKAWA, K. and ELDRED, E.:

Muscle receptor responses to sinusoidal stretch.

Exp. Neurol. 13, 82-95 (1965)

SCHÄFER, S. und HENATSCH, D.:

Dehnungsantworten der primären Muskelspindelafferenzen bei elektrischer Reizung und natürlicher Innervation der beiden fusimotorischen Fasertypen.

Pers. Mitteilung (1967)

TOYAMA, K.:

An analysis of impulse discharges from the spindle receptor.

Jap. J. Physiol. 16, 113-125 (1966)

WEEVERS, R. de G.:

The physiology of a Lepidopteran muscle receptor.

I. The sensory response to stretching.

J. exp. Biol. 44, 177-194 (1966a)

WEEVERS, R. de G.:

The physiology of a Lepidopteran muscle receptor.

II. The function of the receptor muscle.

J. exp. Biol. 44, 195-208 (1966b)

Lebenslauf

Am 19. April 1943 wurde ich, Barbara Thiele, als einziges Kind des Stadtvormundes Johannes Thiele und seiner Ehefrau Klara, geb. Beyer, in Stargard/Pom. geboren. Durch die Flucht kam ich zunächst nach Thüringen, später nach Berlin. Dort wohne ich seitdem in Berlin-Wilmersdorf, Markobrunnerstr. 7. Von 1949 an besuchte ich die 5. Grundschule in Berlin-Friedenau, ab Ostern 1955 die 4. OWZ Schöneberg, wo ich - auf dem mathematisch-naturwissenschaftlichen Zug - im März 1962 die Reifeprüfung bestand. Ich wurde von der mündlichen Prüfung befreit.

Vom Sommersemester 1962 bis zum Sommersemester 1967 studierte ich an der Freien Universität Berlin Humanmedizin. Mein Staatsexamen war im April 1968 beendet.

Im Mai 1966 begann ich in der Abteilung für Neurophysiologie des Physiologischen Instituts der Freien Universität mit den Experimenten zu meiner Doktorarbeit, deren Thema mir von Herrn Privatdozent Dr. Grüsser gestellt wurde.

